DOI: 10.5846/stxb201705160912
赵广, 刘刚才, 朱万泽.贡嘎山峨眉冷杉树干呼吸空间特征及其对温度的响应.生态学报,2018,38(8):2732-2742.
Zhao G, Liu G C, Zhu W Z.Spatial variations in the stem CO_2 efflux rate of *Abies fabri* and the response to temperature in the Gongga Mountains. Acta Ecologica Sinica,2018,38(8):2732-2742.

贡嘎山峨眉冷杉树干呼吸空间特征及其对温度的响应

赵 广[1,2], 刘刚才[1], 朱万泽[1,*]
1 中国科学院水利部成都山地灾害与环境研究所, 成都 610041
2 中国科学院大学, 北京 100049

摘要:采用红外线气体分析仪-土壤呼吸气室水平测定法(HOSC)原位监测了贡嘎山东坡峨眉冷杉(*Abies fabri*)树干 CO_2释放速率(E_s),分析了树干 E_s与树干温度(T_{stem})的关系。贡嘎山峨眉冷杉树干 E_s和 T_{stem}空间变化格局明显,不同测定高度树干温度为 0.3m>1.3m>2.3m,以 1.3m 处 E_s最大;不同方向 E_s和 T_{stem}均表现为南面>北面。生长季和非生长季的峨眉冷杉 E_s分别在 0.51—0.99μmol m^{-2} s^{-1}和 0.14—0.22μmol m^{-2} s^{-1}之间波动。峨眉冷杉树 E_s变化趋势和 T_{stem}一致,二者具有显著的指数函数关系(P<0.01)。峨眉冷杉非生长季树干呼吸 Q_{10}显著高于生长季(P<0.01),其中生长季变幅在 1.9—3.0 之间,非生长季在 4.6—6.8 之间,暗示个体或群落水平树干 CO_2释放通量的估算应充分考虑树干 E_s空间特征和 Q_{10}变化。

关键词:峨眉冷杉;树干呼吸;空间变化;温度敏感系数(Q_{10})

Spatial variations in the stem CO_2 efflux rate of *Abies fabri* and the response to temperature in the Gongga Mountains

ZHAO Guang[1,2], LIU Gangcai[1], ZHU Wanze[1,*]
1 *Institute of Mountain Hazards and Environment, Chinese Academy of Sciences and Ministry of Water Resources, Chengdu* 610041, *China*
2 *University of Chinese Academy of Sciences, Beijing* 100049, *China*

Abstract: As an important component of carbon budgets and net ecosystem CO_2 exchange in forest ecosystems, stem CO_2 efflux rate (E_s) plays a crucial role in the global carbon balance. Investigation of spatial variations and the response of E_s to temperature, are essential for improving the accuracy of E_s estimates at individual and community levels. In this study, the horizontally oriented soil chamber (HOSC) technique was applied to measure the CO_2 released by stems. We measured E_s *in situ* in the *Abies fabri* forest on Gongga Mountain using IRGA with a Li-6400-09 from September to December 2014. Our objectives were to examine the spatial variations in E_s of *A. fabri* and to explore the response of E_s to stem temperature (T_{stem}). Two representative trees in an immature *A. fabri* forest stand were selected. An opaque PVC collar (10.7cm inside diameter and 5cm high) was cut to match the approximate curvature of the stem with the other end being cut flat. Then the custom-built PVC collar was fastened to the south of the stem at a height of 0.3, 1.3 and 2.3m and to the north at a height of 1.3m, with 100% silicone sealant 24h before the measurement was made. Loose bark and moss were carefully removed from the stem surface curved by the PVC collar using a hairbrush without damaging the underlying cambium before installing the PVC collars. Measurements were made over three cycles at each sampling point, every 2h from 8:00 to 18:00 in the same day of every month. The *A. fabri* stem E_s and T_{stem} showed an apparent spatial pattern. The T_{stem} at different heights ranked as follows: 0.3>1.3>2.3m with maximum E_s appearing at 1.3m. The E_s and T_{stem} on the south face of the stem were higher than

基金项目:国家重点研发计划课题(2017YFC0505004);中国科学院成都山地所"一三五重点培育项目";国家自然科学基金项目(41471232)
收稿日期:2017-05-16; **网络出版日期:**2018-01-08

* 通讯作者 Corresponding author.E-mail: wzzhu@ imde.ac.cn

that on the north. The monthly averages E_s of the growing season (September and October) and the non-growing season (November and December) was 0.51—0.99 and 0.14—0.22μmol m^{-2} s^{-1}, respectively. The trend in *A. fabri* stem E_s was consistent with T_{stem} with a significantly exponential relationship observed. The temperature coefficient (Q_{10}) during the non-growing season (4.6—6.8) was much higher than that in the growing season (1.9—3.0). It was concluded that spatial variations of E_s and Q_{10} should be considered when estimating individual and community stem E_s.

Key Words: *Abies fabri*; stem CO_2 efflux rate; spatial variations; temperature sensitive coefficient (Q_{10})

森林生态系统在全球碳循环中占有重要地位[1]。森林碳平衡取决于系统内的碳固定和碳代谢过程,树干不仅生物量占森林比例较大,而且呼吸量占地上部分的 25%—50%[2],是森林生态系统碳代谢的重要组分[3]。因此,准确评估树干 CO_2释放量(E_s)有助于构建森林和大气之间碳循环模型[4-6]。先前研究多以测定的树干 E_s为基础,通过胸径或边材体积上推估算整株或群落水平的树干 E_s通量[7]。然而,受气温[6]、湿度[8]、土壤状况[9]、CO_2浓度[10]等环境因素和树种[11]、径级[8]、树干氮含量[12-13]等生物因素影响,树干 E_s具有种内和种间差异以及明显的时空动态变化。石新立等[14]和许飞等[15]对东北东部温带树种的研究表明,E_s的种内和种间变异显著,并认为胸径是导致种内变异的主要因素,而种间差异主要与树种个体特性紧密相关(生长速率、树皮紧实状况、木质部孔型特征等)。时间上,树干 E_s主要表现为昼夜和季节变化,这方面已有大量报道。温度是时间变化格局的主要驱动因子[16-18],通过影响酶的活性、基质和腺苷酸的有效性以及呼吸产物的运输等[19],温度使树干 E_s变化表现出一定的规律性。空间上,不同树干方向和高度的树干 E_s存在差异[20-21]。但是,当前关于 E_s垂直分布格局的报道还较少[22],缺乏对 E_s空间变化规律的影响因素的报道,这在很大程度上限制了树干呼吸通量模型的发展。

指数方程是描述呼吸和温度之间关系应用最广泛的模型,该模型推导出来的温度系数(Q_{10},即温度变化10℃,呼吸速率变化的倍数)是生态系统碳循环模型中的重要参数[16]。树干呼吸 Q_{10}值的 42%分布集中区域为 1.5—2.0,90%以上在 1.0—3.0 之间[23],而利用 Q_{10}可进行不同温度间 E_s的换算。越来越多研究表明,Q_{10}可能并不是一个恒定的数值,而受测定温度范围、树种、林龄、径阶、季节等多种因素的影响[19,23-24]。多数生态系统模型往往以恒定值(2.0)来推算不同尺度的碳循环过程,这必然会造成较大的估算误差,降低模型预测精度[25]。然而,国内外有关 Q_{10}的时空动态变化报道还较少[22,25-26]。因此,为提高森林生态系统碳循环估算准确性、降低不确定性,需探明 E_s和 Q_{10}的空间变异规律。

我国已有对东北寒温树种[27]、温带树种[28-29]、亚热带[30]和热带树种[31]等的树干呼吸速率测定及其影响因子的研究,但西南林区及亚高山暗针叶林树干呼吸的研究还未见报道。西南林区位于青藏高原东南缘,云、冷杉构成的山地暗针叶林是林区亚高山森林的主体组成部分。区内为典型高山峡谷地貌,其显著的气候垂直分异、特殊地质地貌以及不同发育阶段的土壤和植物,使植物个体和生态系统对气候变化的反馈极为敏感,是研究森林生态系统过程及其对全球气候变化的响应的重点区域[32]。目前,西南亚高山森林碳循环对气候变化响应的研究多集中在森林生物量、碳储量、净初级生产力以及土壤呼吸等方面[33-35],亟需开展亚高山森林低温、潮湿环境下树干呼吸的时空变异及其对温度响应规律的研究。鉴于树干 E_s和 Q_{10}时空动态研究的不足以及研究区相关报道的欠缺,本文以贡嘎山东坡峨眉冷杉(*Abies fabri*)为对象,分析了峨眉冷杉林树干 E_s的空间动态规律及其对温度的响应规律,重点阐明 E_s在不同树高、方向的差异和 Q_{10}的时空变化规律及其驱动机制,研究可为提高个体水平和群落水平树干 E_s估算的准确性、了解亚高山森林生态系统碳收支状况和构建亚高山森林生态系统碳循环模型提供基础数据。

1　研究方法

1.1　试验地概况

贡嘎山位于青藏高原东南缘大雪山脉中南段,区内地质构造复杂、地貌类型多样、岭谷高差悬殊,东坡从

大渡河谷底到主峰水平距离 29km,相对高差达 6450m。本区生物区系和地理成分复杂,生态环境原生性强,原始状态保持良好。气候上位于中国东部亚热带湿润季风区与青藏高原寒冷气候区的过渡带上,东坡从河谷到高山带年降水量达 1000—3000mm,发育了从亚热带到寒带的完整的垂直带谱,随海拔梯度变化依次为常绿阔叶林带、针阔叶混交林带、暗针叶林带、灌丛草甸带、草甸带、疏草寒漠带。

试验地位于中科院贡嘎山高山生态系统观测试验站冷杉林试验场(29°34′21″N, 102°59′42″E),属于山地寒温带气候类型,气候湿冷,年平均气温 4 ℃,1 月平均气温-4.5 ℃,7 月 12.7℃,年平均降水量 1900mm,年平均相对湿度 90%,年平均日照 880h。

在贡嘎山东坡海拔 3000m 暗针叶林带选取有代表性的峨眉冷杉中龄林,设置一个 20m×30m 样地。峨眉冷杉是样地中乔木层的密度优势种,其他树种有五尖槭(*Aacer maximowiczii*)、多对花楸(*Sorbus multijuga*)和冬瓜杨 (*Populus simonii* Carr)等。样地内峨眉冷杉平均胸径 23.4cm,平均树高 25m,郁闭度 0.8,密度为 697 株/hm^2。样地土壤为典型山地暗棕壤,土壤发育较好,土层较厚(1—1.2m),腐殖化特征明显,有机碳含量 7.8—39.2g/kg。

1.2 树干 E_s和树干温度(T_{stem})测定

试验采用红外线气体分析仪-土壤呼吸气室水平测定法(HOSC)[36]测定树干 E_s。将直径 10.7cm、高 5cm 的 PVC 管的两端打磨光滑,并根据树干表面弧度切割使其一端与所测树干吻合。安装前 24h 使用毛刷小心去除苔藓和松脱的树皮,用 100%中性硅酮防水胶将呼吸环固定在树干表面,尽量减少对树干活组织的伤害。注水法检测呼吸环的密闭性,使呼吸环与树干无缝胶合。每次测定结束后,呼吸环保留在树干上,待下次测定使用。实验结束后,采用纸板记录下呼吸环在树干表面包围的面积,注水法测定呼吸环包围的体积。

将 Li-6400 便携式光合测定系统(Li-cor Inc., Lincon, NE, USA)与 Li-6400-09 土壤呼吸气室(Li-cor Inc., Lincon, NE, USA)连用测定树干呼吸速率。树干呼吸测定的时间选取在 2014 年 9 月—12 月的每月下旬的某天气晴朗日进行,测定时间为 8:00—18:00,时间间隔 2h,即每天测定 6 次,每次测定 3 个循环。在每个呼吸环下方 5cm 钻深 3cm 的小洞,在测定 E_s的同时用 Li-6400 便携式光合测定系统自带的土壤温度探针测定 T_{stem}。为客观量化树干 E_s的时空变化规律,所有树干高度和方向的 E_s测定均在同一天进行,且每个时段的监测时长不超过 0.5h,以降低 E_s自身日变化带来的影响。而对研究区该林分的研究也表明[37],同一径级、同方向的树干 E_s无显著差异。因此,本试验只选取两株具有代表性的样树 A(胸径 23.4cm,树高 19m)和 B(胸径 24.3cm,树高 22m)来测定 E_s(样树超过 2 株无法在同一天进行),旨在真实反映 E_s在不同测定方向和树高的差异。

根据试验地峨眉冷杉物候期变化情况(表 1),本文将 9 月和 10 月作为生长季,11 月和 12 月作为非生长季。不同测定位置的基本特征见表 2。

表 1 测定样地峨眉冷杉物候期

Table 1 Phenological phase of *A. fabri* in the experimental field

	出芽期 Bud burst	展叶期 Leaf expansion	开花期 Flowering	种子成熟期 Maturity period	叶变色期 First leaf coloring	落叶期 Defoliating period
开始时间 Beginning time	2014-05-01	2014-05-07	2014-05-19	2014-06-02	2014-09-20	2014-10-10

1.3 数据处理

由于采用自制呼吸环,树干呼吸速率需进行如下校正:

$$E_s = E \times \frac{V_0 + V_1 - \pi \times (\frac{D}{2})^2 \times h}{V_0} \times \frac{A_0}{A_1} \quad (1)$$

式中:E_s为树干 CO_2释放速率(μmol m^{-2} s^{-1}),E 为测定系统记录的树干呼吸速率(μmol m^{-2} s^{-1}),V_0为呼吸室

容积(991cm^3),V_1为测得的呼吸环体积(cm^3),D 为呼吸室插入 PVC 环直径(10.7cm),h 为呼吸环高度,A_0为系统默认的呼吸室表面积(71.6cm^3),A_1为实际测定的树干表面积(cm^2)。

表 2　不同测定位置的基本特征

Table 2　Basic characteristics of different measurement sites

测定样树 Samlpe tree	测定高度和方向 Height and direction	测定点直径 Diameter/cm	呼吸环覆盖面积 Cover area/cm^2	呼吸环体积 Volume of collar/cm^3
样树 A Sample A	0.3m (南)	24.84	91.00	381
	1.3m (南)	23.36	91.35	373
	2.3m (南)	21.85	92.00	365
	1.3m (北)	23.36	91.35	373
样树 B Sample B	0.3m (南)	27.55	91.00	372
	1.3m (南)	24.29	90.68	381
	2.3m (南)	21.07	90.00	394
	1.3m (北)	24.29	90.68	381

采用指数方程,拟合 E_s与 T_{stem}的关系:

$$E_s = \alpha e^{\beta T} \tag{2}$$

式中,E_s为树干 CO_2释放速率(μmol m^{-2} s^{-1}),T 为树干温度,α 和 β 为常数。

Q_{10}是温度每增加 10℃树干呼吸速率增加的倍数,用公式(3)计算:

$$Q_{10} = e^{10\beta} \tag{3}$$

式中,β 即为(2)式中的计算出的常数值。

E_{10}为树干温度 10℃时,树干释放 CO_2的速率,计算见式(4)

$$E_{10} = \frac{E_s}{e^{\beta\times(T-10)}} \tag{4}$$

式中,E_s为树干 CO_2释放速率(μmol m^{-2} s^{-1}),β 为(2)式中的常数值,T 为树干温度。

1.4　统计分析

采用单因素方差分析法(One-way ANOVA)和最小显著差异法(LSD)比较不同测定位置之间的差异。Excel 2007 和 SPSS 20.0 进行统计分析,采用 Origin 8.0 完成绘图。

2　结果和分析

2.1　E_s和 T_{stem}季节变化特征

测定时期的峨眉冷杉 E_s和 T_{stem}呈明显单向变化格局(图 1; 图 2),即从生长季(9 月和 10 月)到非生长季(11 月和 12 月)E_s和 T_{stem}急剧下降。生长季和非生长季的峨眉冷杉 E_s均值分别在 0.51—0.99μmol m^{-2} s^{-1}和 0.14—0.22μmol m^{-2} s^{-1}波动。峨眉冷杉树干 E_s和 T_{stem}在不同月份的变幅整体上和 E_s与 T_{stem}变化趋势一致。不同月份的 T_{stem}变幅整体上随着树干高度升高和月份递增(除 12 月)而降低,树干南面温度变幅高于北面(表 3)。树干 E_s变幅随月份递增而降低,1.3m 处变幅最大,且南面高于北面。

2.2　E_s和 T_{stem}空间变化特征

不同测定高度的 E_s整体表现为 1.3m>0.3m>2.3m,T_{stem}表现为 0.3m>1.3m>2.3m (图 1)。样树 A 不同测定高度的 E_s在 9 月、10 月和 11 月差异显著($P<0.05$),而样树 B 在 9 月和 10 月差异显著($P<0.05$),非生长季差异不显著($P>0.05$)。不同测定方向的 E_s和 T_{stem}整体表现为南面>北面(图 2),在测定月份均差异显著($P<0.05$)。

为消除温度变化对树干呼吸的影响和客观对比不同测定位置 E_s,采用归一化的树干呼吸速率(E_{10},

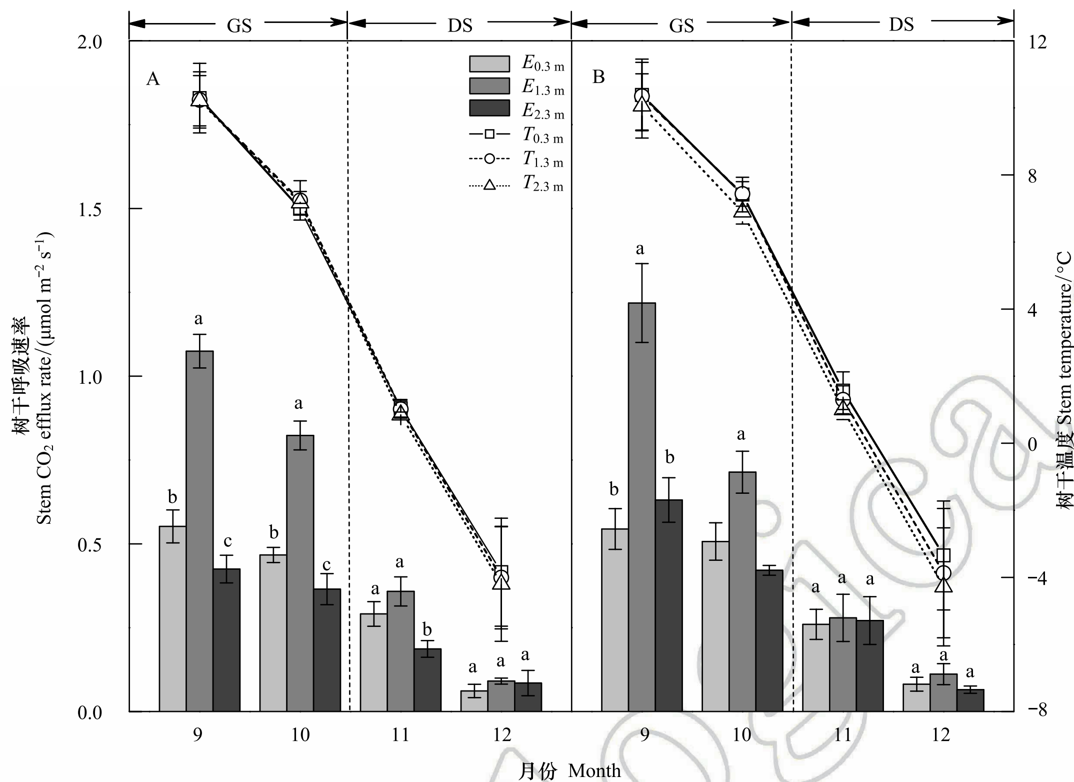


图 1 不同测定高度树干 E_s 和 T_{stem} 的季节变化

Fig.1 Seasonal changes in E_s and T_{stem} on different measurement height

GS:生长季,growing season;DS: 非生长季,dormant season;$E_{0.3m}$、$E_{1.3m}$、$E_{2.3m}$:树干 0.3、1.3 和 2.3m 处呼吸速率,stem CO_2 efflux rate at 0.3, 1.3 and 2.3m height;$T_{0.3m}$、$T_{1.3m}$、$T_{2.3m}$:树干 0.3、1.3 和 2.3m 处树干温度,stem temperature at 0.3, 1.3 and 2.3m height

μmol m^{-2} s^{-1})来进行分析。如图 3 所示,1.3m 处的 E_{10} 显著高于 0.3m 和 2.3m,且树干南面高于北面。0.3m 和 2.3m E_s 差异不显著(P>0.05)。对于同一测定位置,E_s 在生长季明显高于非生长季。

表 3 不同测定点峨眉冷杉树干呼吸速率和树干温度变幅的季节变化

Table 3 Seasonal changes in amplitude of CO_2 efflux rate (μmol m^{-2} s^{-1}) and stem temperature (℃) on different measurement sites

测定高度 Height	9 月 September		10 月 October		11 月 November		12 月 December	
	E_s	T_s	E_s	T_s	E_s	T_s	E_s	T_s
样树 A Tree A								
0.3m (S)	0.15	2.65	0.07	1.35	0.34	1.29	0.05	3.83
1.3m (S)	0.61	2.52	0.13	0.77	0.13	1.05	0.02	4.40
2.3 m (S)	0.11	2.21	0.11	0.94	0.07	0.71	0.10	3.92
2.3 m (N)	0.29	2.41	0.08	0.64	0.11	0.20	0.06	3.33
样树 B Tree B								
0.3m (S)	0.30	2.79	0.04	1.94	0.13	0.56	0.05	3.50
1.3m (S)	0.52	2.15	0.17	1.57	0.16	0.64	0.08	3.39
2.3m (S)	0.19	1.98	0.27	0.40	0.16	0.23	0.03	4.11
2.3m (N)	0.24	1.92	0.03	0.61	0.14	0.15	0.05	3.32

E_s:树干呼吸速率,stem CO_{2e}fflux rate;T_s:树干温度,stem temperature;S:树干南面,south of the stem;N:树干北面,north of the stem

2.3 E_s 对温度的响应特征

不同测定位置的峨眉冷杉树干 E_s 和树干温度均存在极显著指数曲线关系(P<0.01; 图 4 和图 5),其中以

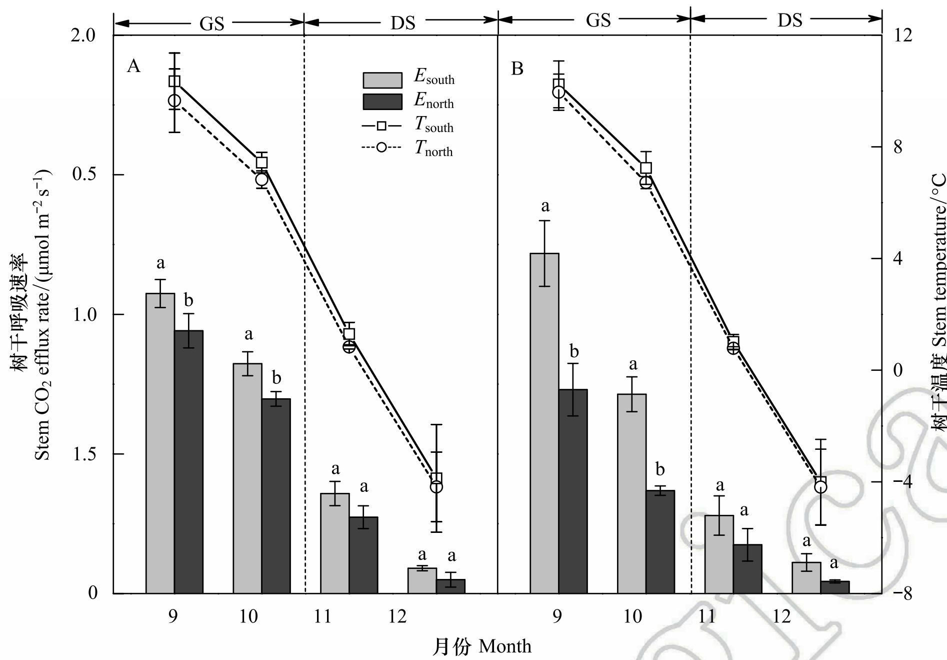


图 2　不同测定方向树干 E_s 和 T_{stem} 的季节变化

Fig.2　Seasonal changes in E_s and T_{stem} on different measurement direction

GS:生长季,growing season;DS:非生长季,dormant season;E_{south}、E_{north}:树干 1.3m 处南面和北面呼吸速率,stem CO_2 efflux rate on the south and north of 1.3m height;T_{south}、T_{north}:树干 1.3m 处南面和北面树干温度,stem temperature at the south and north of 1.3m height

树干 1.3m 南北两处的拟合效果较好(表 4)。峨眉冷杉树干呼吸 Q_{10}值在 2.57—5.92 之间变化(图 6)。生长季和非生长季的树干呼吸 Q_{10}在各测定位置均差异显著($P<0.05$;图 4),且不同测定位置整体表现为 1.3m(N)>1.3m(S)>2.3m(S)>0.3m(S)。

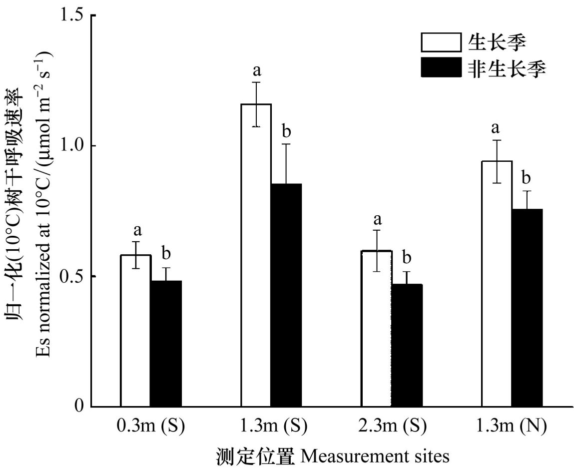


图 3　不同测定位置 E_{10} 比较

Fig.3　Comparison of E_{10} on different measurement sites

S:树干南面,south of the stem;N:树干北面,north of the stem

3　结论和讨论

3.1　E_s空间变化特征

树木个体尺度呼吸的测定是林分尺度碳释放估算的基础。绝大多数森林碳循环模型假设 E_s、温度和 Q_{10}在树内恒定,以树干某一测定点、某几个时刻的 E_s来估算整个树干甚至林分的呼吸量[5,21,25]。但是,越来越多研究指出林内不同高度甚至朝向的树干温度、Q_{10}以及 E_s都存在明显差异。以温度为例,Motzer[38]在研究森林垂直梯度温度变化时发现树冠位置的空气温度比林下层高 4℃,而 Derby 和 Gates[39]认为易受太阳直射树干面的温度通常会高于背面。受此影响,E_s在树干高度和方向上表现出差异性,这会对单株树或立地水平的碳释放量估算产生较大影响。本研究中,峨眉冷杉树干 T_{stem}随测定高度上升而下降,而树干 E_s最大值出现在 1.3m,二者未表现出一致性。树干 E_s和 T_{stem}也表现出相似的变化趋势。在温带和热带地区,森林经长时间太阳辐射,上层林冠温度通常会高于林下,如山毛榉(*Fagus sylvatica*)和罗汉松林树冠木质部温度和 E_s均高于树干胸径处[40-41]。贡嘎山东坡云雾多、降水频繁,测定期间峨眉冷杉林长时间无太阳直射,而研究区土壤 0—60cm 温度高于空气温度,使与土壤接触的树干下部温度高

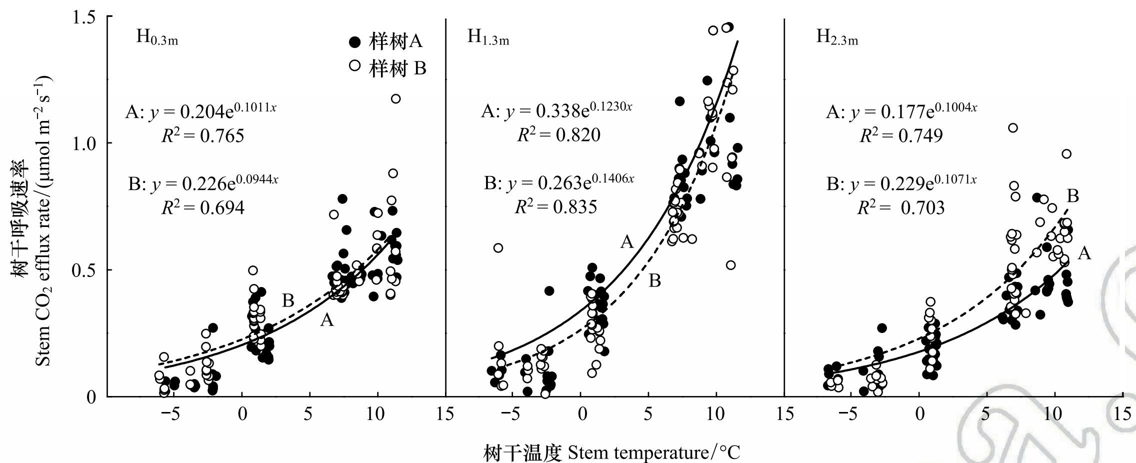


图 4 不同测定高度树干 E_s 和 T_{stem} 间的关系

Fig.4 The relationship between E_s and T_{stem} on different measurement heights

$H_{0.3m}$:树干 0.3m 处,0.3m of the stem;$H_{1.3m}$:树干 1.3m 处,1.3m of the stem;$H_{2.3m}$:树干 2.3m 处,2.3m of the stem

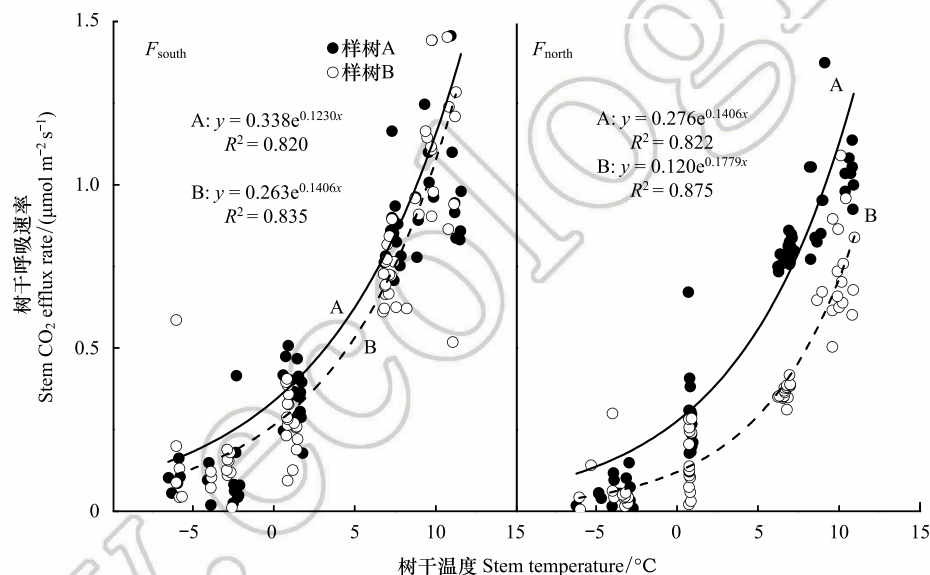


图 5 不同测定方向树干 E_s 和 T_{stem} 间的关系

Fig.5 The relationship between E_s and T_{stem} on different measurement direction

F_{south}:树干南面,south of the stem;F_{north}:树干北面,north of the stem

于和空气接触的树干上部(数据未列出),这导致树干温度随高度升高呈现梯度变化。然而,峨眉冷杉树干 E_s 并未和 T_{stem} 一样表现出梯度性变化,表明树干温度未能较好解释 E_s 在垂直梯度上的变化,而其他因素如树干皮层状况、树干液流对 CO_2 的运输可能会影响 E_s 在垂直方向上的变化。例如,树干基部的较厚树皮会限制树干内部 CO_2 向外部环境释放,而树干呼吸释放出来的 CO_2 有部分会溶解在木质部液流中并随液流向上流动被运输到树冠顶部[42],这些因素和温度综合作用于 E_s,使空间变异规律表现出复杂性。此外,峨眉冷杉树干南面 E_s 显著高于北面,与美国白栎(*Quercus alba*)、橡栎(*Quercus prinus*)和红枫(*Acer rubrum*)[43]以及红松[27]的研究结果一致,这与树干朝向温度差异相关。

为消除温度变化对 E_s 的影响,采用温度归一化后的 E_{10} 比较测定位置对树干 CO_2 释放速率的影响,发现生长季的 E_{10} 显著高于非生长季。生长季植物树干通常具有较高的生理活性[2]、生长速率[44-45]以及充足的碳氮

供应[9,12],这些新陈代谢活动往往需要呼吸作用提供碳骨架和能量物质[26],从而导致较高的 CO_2 释放速率。此外,树干 1.3m 处 E_{10} 大于 0.3m 和 2.3m 处,南面大于北面,这可能与树干内部活细胞分布有关。研究表明,除温度影响,树干不同位置的物质组成差异、木质部活细胞的分布情况、树干液流对 CO_2 运输的影响、碳水化合物在树干中的转运和储存等因素也会导致 E_s 在树高和方向发生变化[40]。如树干上部边材比例大、幼嫩组织生理活性高,需要较多的能量供应,往往会产生较高的 CO_2 释放速率[22]。

3.2　E_s 对树干温度的响应

植物呼吸过程中的酶促反应对温度反应敏感[19,41],同时木质部液流中 CO_2 的溶解性(亨利定律)和细胞间 CO_2 的径向扩散会随温度升高而增大和加快(菲克定律)[46],因此温度通常被认为是造成 E_s 昼夜、季节和树干测定位置差异的主要因子。采用指数模型预测 E_s 和 T_{stem} 间的关系,幼年火炬松的树干温度可以解释 E_s 变异量的 61%,挪威云杉树干和枝的温度解释了变异的 68%[47],而 Zha 等[6] 对欧洲赤松的研究发现树干温度贡献了超过 70%的 E_s 变化。本文中,树干温度可以解释不同测定位置 E_s 变化的 69.4—89.5%,是 E_s 在生长季和非生长季差异显著的主导因子。从表 3 可以看出,树干温度和 E_s 的变异幅度整体上一致。其中 1.3m 处南北两面 R^2 较高,0.3m 处较低。生长季和非生长季的峨眉冷杉 E_s 分别在 0.51—0.99μmol m^{-2} s^{-1} 和 0.14—0.22μmol m^{-2} s^{-1} 之间波动,远低于其他研究的报道,可能与样地常年低温有关。Zach 等[48] 比较了海拔 1050m 和 3050m 处雨林树干 CO_2 释放速率,发现前者平均气温为后者的 2 倍,而 E_s 为 6.6 倍。Robertson 等[49] 对亚马逊和安第斯山脉地区的研究也得出相似结论。本研究位于海拔 3000m 的亚高山暗针叶林带,生长季月均温度只有 10℃,低温显著抑制了峨眉冷杉生理活动和碳代谢,使树干 E_s 保持在较低水平。

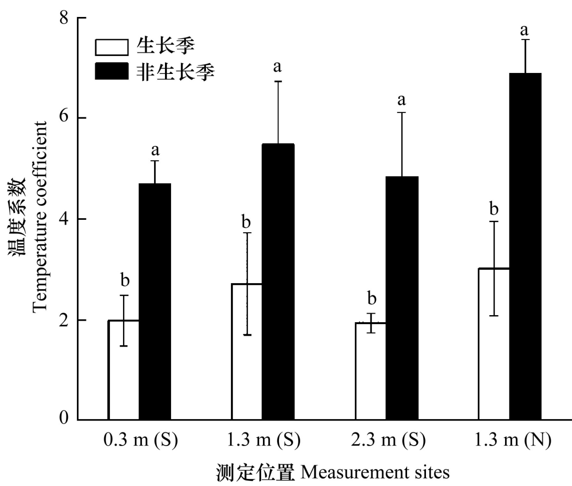


图 6　不同测定位置树干呼吸温度敏感系数

Fig. 6　Temperature sensitivity coefficient (Q_{10}) of different measurement sites

S: 树干南面,south of the stem;N:树干北面,north of the stem

表 4　不同测定点峨眉冷杉 E_s 与 T_{stem} 的指数拟合方程和温度系数

Table 4　Exponential fitting equation of E_s and T_{stem} and Q_{10} on different measurement site

测定位置 Measurement position	测定样树 Sample tree	回归方程 Regression equation	决定系数 (R^2) Determination coefficient	温度系数(Q_{10}) Temperature coefficient	样本量(n) Sample size
0.3m (S)	样树 A	$y=0.204e^{0.1011x}$	0.765	2.75	63
	样树 B	$y=0.226e^{0.0944x}$	0.694	2.57	70
1.3m (S)	样树 A	$y=0.338e^{0.1230x}$	0.820	3.42	65
	样树 B	$y=0.263e^{0.1406x}$	0.835	4.08	69
2.3m (S)	样树 A	$y=0.177e^{0.1004x}$	0.749	2.73	68
	样树 B	$y=0.229e^{0.1071x}$	0.703	2.92	63
1.3m (N)	样树 A	$y=0.276e^{0.1406x}$	0.822	4.07	69
	样树 B	$y=0.120e^{0.1779x}$	0.875	5.92	67

拟合 E_s 与 T_{stem} 的指数方程的样本量为: 3(循环数)×6(每天次数)×4 天(4 个月每月 1 天) = 72(次),表中 n 值为剔除异常值后的次数;S:树干南面,south of the stem;N:树干北面,north of the stem

3.3　Q_{10} 变化特征

峨眉冷杉树干呼吸在非生长季的 Q_{10} 显著高于生长季,与前人结果一致[2,9,50-51]。Amthor[16] 提出用成熟

组织法(Mature tissue method)将植物呼吸分为生长呼吸和维持呼吸,并认为二者对温度的敏感程度不同,如维持呼吸和温度有较好的指数拟合关系,而生长呼吸多受植物生长节律和物候的影响。非生长季植物以维持呼吸为主,而维持呼吸比生长呼吸对温度变化更敏感。因而,Saxe 等[52]认为这是 Q_{10}季节变化的主要原因。然而,越来越多的学者开始质疑成熟组织法的正确性,因为此方法缺乏对温度系数变化的考虑[9,39,53]。相反,他们认为 Q_{10}并不是一个恒定的参数,植物对长期温度变化具有呼吸适应现象(Thermal acclimation)[19,49,54],即植物对温度的敏感程度(Q_{10})会在长时间低温条件下升高。呼吸的温度适应存在土壤和根系呼吸[55-57]、叶片呼吸[58-59]和树干呼吸[50,24],而且种间和种内差异较大[60]。本研究中,生长季 Q_{10}变幅在 1.9—3.0 之间,非生长季在 4.6—6.8 之间,远高于冷杉属均值(2.0)[7]和王文杰等[61]报道的 Q_{10}分布范围(1.0—3.0)。我们推测,长期生长在低温环境下,峨眉冷杉树干呼吸产生了温度适应现象。Tjoelker 等[62]对相关文献的统计发现,热带地区 Q_{10}为 2.14,温带为 2.26,寒温带为 2.20 和极地地区为 2.56。寒冷地区的 Q_{10}值明显高于温暖地区,表明呼吸的温度适应不仅导致 Q_{10}的季节波动,也会造成不同气候环境下的差异。此外,树干朝向上,树干北面 Q_{10}高于南面,可能是北面较低的温度导致 Q_{10}上升。而垂直方向上,Q_{10}表现出与 E_s相同的变化趋势,可能与测定处树干形成层生理活性有关。

国内对森林生态系统树干呼吸的研究工作开展较晚,特别是关于树干呼吸机理模型的研究还比较薄弱。当前仍没有专门测定树干 E_s的仪器,基本上改装自土壤呼吸测定装置,而红外线气体分析仪笨重、电缆线短等缺点很大程度上限制了对 E_s垂直分布格局的研究。本研究限于测定方法,最高观测位置只有 2.3m,远低于树高。所以,今后应进一步加强对树干整体 E_s空间格局及其变化机理等关键问题的探讨,以期深层理解树干 E_s在森林生态系统碳循环中的作用。

参考文献(References):

[1] Dixon R K, Solomon A M, Brown S, Houghton R A, Solomon A M, Trexier M C, Wisniewski J. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. Science, 1994, 263(5144): 185-190.

[2] Lavigne M B, Ryan M G. Growth and maintenance respiration rates of aspen, black spruce and jack pine stems at northern and southern BOREAS sites. Tree Physiology, 1997, 17(8/9): 543-551.

[3] Acosta M, Pavelka M, Tomášková I, Janouš D. Branch CO_2 efflux in vertical profile of Norway spruce tree. European Journal of Forest Research, 2011, 130(4): 649-656.

[4] Ryan M G. A simple method for estimating gross carbon budgets for vegetation in forest ecosystems. Tree physiology, 1991, 9(1/2): 255-266.

[5] Ryan M G, Hubbard R M, Pongracic S, Raison R J, Mcmurtrie R E. Foliage, fine-root, woody-tissue and stand respiration in *Pinus radiata* in relation to nitrogen status. Tree Physiology, 1996, 16(3): 333-343.

[6] Zha T, Kellomäki S, Wang K Y, Ryyppö A, Niinistö S. Seasonal and annual stem respiration of Scots pine trees under boreal conditions. Annals of Botany, 2004, 94(6): 889-896.

[7] Damesin C, Ceschia E, Le Goff N, Ottorini J M, Dufrêne E. Stem and branch respiration of beech: from tree measurements to estimations at the stand level. New Phytologist, 2002, 153(1): 159-172.

[8] Yang Y, Zhao M, Xu X T, Sun Z Z, Yin G D, Piao S L. Diurnal and seasonal change in stem respiration of *Larix principis-rupprechtii* Trees, Northern China. PloS One, 2014, 9(2): e89294.

[9] Maier C A. Stem growth and respiration in loblolly pine plantations differing in soil resource availability. Tree Physiology, 2001, 21(16): 1183-1193.

[10] Edwards N T, Tschaplinski T J, Norby R J. Stem respiration increases in CO_2-enriched sweetgum trees. New Phytologist, 2002, 155(2): 239-248.

[11] Ryan M G, Linder S, Vose J M, Hubbard R M. Dark respiration of pines. Ecological Bulletins, 1994, 43: 50-63.

[12] Maier C A, Zarnoch S J, Dougherty P M. Effects of temperature and tissue nitrogen on dormant season stem and branch maintenance respiration in a young loblolly pine (*Pinus taeda*) plantation. Tree Physiology, 1998, 18(1): 11-20.

[13] Vose J M, Ryan M G. Seasonal respiration of foliage, fine roots, and woody tissues in relation to growth, tissue N, and photosynthesis. Global Change Biology, 2002, 8(2): 182-193.

[14] 石新立, 王传宽, 许飞, 王兴昌. 四个温带树种树干呼吸的时间动态及其影响因子. 生态学报, 2010, 30(15): 3994-4003.

[15] 许飞, 王传宽, 王兴昌. 东北东部 14 个温带树种树干呼吸的种内种间变异. 生态学报, 2011, 31(13): 3581-3589.

[16] Amthor J S. Respiration and crop productivity. New York: Springer-Verlag, 1989.

[17] Amthor J S. Scaling CO_2-photosynthesis relationships from the leaf to the canopy. Photosynthesis Research, 1994, 39(3): 321-350.

[18] Amthor J S. The McCree-de Wit-Penning de Vries-Thornley respiration paradigms: 30 years later. Annals of Botany, 2000, 86(1): 1-20.

[19] Atkin O K, Tjoelker M G. Thermal acclimation and the dynamic response of plant respiration to temperature. Trends in Plant Science, 2003, 8(7): 343-351.

[20] Stockfors J. Temperature variations and distribution of living cells within tree stems: implications for stem respiration modeling and scale-up. Tree Physiology, 2000, 20(15): 1057-1062.

[21] Araki M G, Utsugi H, Kajimoto T, Han Q M, Kawasaki T, Chiba Y. Estimation of whole-stem respiration, incorporating vertical and seasonal variations in stem CO_2 efflux rate, of *Chamaecyparis obtusa* trees. Journal of Forest Research, 2010, 15(2):115-122.

[22] Tarvainen L, Räntfors M, Wallin G. Vertical gradients and seasonal variation in stem CO_2 efflux within a Norway spruce stand. Tree Physiology, 2014, 34(5):488-502.

[23] 杨金艳, 杨阔, 王传宽. 生物环境因子对树干呼吸时空变异的影响. 应用与环境生物学报, 2009,15(6): 880-887.

[24] Brito P, Morales D, Wieser G, Jiménez M S. Spatial and seasonal variations in stem CO_2 efflux of *Pinus canariensis* at their upper distribution limit. Trees, 2010, 24(3):523-531.

[25] Kim M H, Nakane K, Lee J T, Bang H S, Na Y E. Stem/branch maintenance respiration of Japanese red pine stand. Forest Ecology and Management, 2007, 243(2/3): 283-290.

[26] 韩风森, 胡聃, 王晓琳, 周宏轩. 北京 2 种阔叶树不同高度枝干的呼吸速率及其对温度的敏感性. 植物生态学报, 2015,39(2): 197-205.

[27] 王淼, 姬兰柱, 李秋荣, 肖冬梅, 刘海良. 长白山地区红松树干呼吸的研究. 应用生态学报, 2005, 16(1): 7-13.

[28] 许飞, 王传宽. 温带 4 种针叶树种春、秋季节树干维持呼吸的日动态. 生态学报, 2015, 35(10): 3233-3243.

[29] 游伟斌. 塞罕坝华北落叶松树干呼吸时空变化及影响因子[D]. 北京: 北京林业大学, 2013.

[30] 黄玮, 朱锦懋, 黄儒珠, 王健, 郑怀舟, 盛浩, 李机密. 福建长汀冬季植物树干 CO_2 释放速率日变化特征. 亚热带资源与环境学报, 2009, 4(1): 38-46.

[31] 严玉平, 沙丽清, 曹敏. 西双版纳热带季节雨林优势树种树干呼吸特征. 植物生态学报, 2008, 32(1): 23-30.

[32] 张远东, 庞瑞, 顾峰雪, 刘世荣. 西南高山地区土壤异养呼吸时空动态. 生态学报, 2013, 33(16): 5047-5057.

[33] 周旭, 付致君. 道孚林区川西云杉鳞皮冷杉生物量的测定. 四川林业科技, 1983, (4): 28-33.

[34] 方江平, 项文化. 西藏色季拉山原始冷杉林生物量及其分布规律. 林业科学, 2008, 44(5): 17-23.

[35] 钟祥浩, 罗辑. 贡嘎山山地暗针叶林带自然与退化生态系统生态功能特征. 山地学报, 2001, 19(3): 201-206.

[36] Xu M, De Biase T A, Qi Y. A simple technique to measure stem respiration using a horizontally oriented soil chamber. Canadian Journal of Forest Research, 2000, 30(10): 1555-1560.

[37] Zhao G, Liu G C, Zhu W Z, Zhao J X, Wang X M, Wang Y Y, Jia M. Stem CO_2 efflux of *Abies fabri* in subalpine forests in the Gongga Mountains, Eastern Tibetan Plateau. Journal of Plant Ecology, 2016, doi: 10.1093/jpe/rtw100.

[38] Motzer T. Micrometeorological aspects of a tropical mountain forest. Agricultural and Forest Meteorology, 2005, 135(1/4): 230-240.

[39] Derby R W, Gates D M. The temperature of tree trunks-calculated and observed. American Journal of Botany, 1966, 53(6): 580-587.

[40] Ceschia É, Damesin C, Lebaube S, Pontailler J Y, Dufrêne É. Spatial and seasonal variations in stem respiration of beech trees (*Fagus sylvatica*). Annals of Forest Science, 2002, 59(8): 801-812.

[41] Bowman W P, Turnbull M H, Tissue D T, Whitehead D, Griffin K L. Sapwood temperature gradients between lower stems and the crown do not influence estimates of stand-level stem CO_2 efflux. Tree Physiology, 2008, 28(10): 1553-1559.

[42] Teskey R O, McGuire M A. Measurement of stem respiration of sycamore (*Platanus occidentalis* L.) trees involves internal and external fluxes of CO_2 and possible transport of CO_2 from roots. Plant, Cell & Environment, 2007, 30(5): 570-579.

[43] Edwards N T, Hanson P J. Stem respiration in a closed-canopy upland oak forest. Tree Physiology, 1996, 16(4): 433-439.

[44] Ryan M G. Growth and maintenance respiration in stems of *Pinuscontorta* and *Piceaengelmannii*. Canadian Journal of Forest Research, 1990, 20(1):48-57.

[45] Ryan M G. Foliar maintenance respiration of subalpine and boreal trees and shrubs in relation to nitrogen content. Plant Cell & Environment, 1995, 18(7):765-772.

[46] Levy P E, Meir P, Allen S J, Jarvis P G. The effect of aqueous transport of CO_2 in xylem sap on gas exchange in woody plants. Tree Physiology, 1999, 19(1):53-58.

[47] Acosta M, Pavelka M, Pokorný R, Janouš D, Marek M V. Seasonal variation in CO_2 efflux of stems and branches of Norway Spruce trees. Annals of Botany, 2008, 101(3):469-477.

[48] Zach, A, Horna, V, Leuschner C. Elevational change in woody tissue CO_2 efflux in a tropical mountain rain forest in southern Ecuador. Tree Physiology, 2008, 28(1): 67-74.

[49] Robertson A L, Malhi Y, Farfan-Amezquita F, Aragão L E O C, SILVAESPEJO J E S, Robertson M A. Stem respiration in tropical forests along an elevation gradient in the Amazon and Andes. Global Change Biology, 2010, 16(12): 3193-3204.

[50] Carey E V, Callaway R M, Delucia E H. Stem respiration of ponderosa pines grown in contrasting climates: implications for global climate change. Oecologia, 1997, 111(1):19-25.

[51] Stockfors J, Linder S. Effect of nitrogen on the seasonal course of growth and maintenance respiration in stems of Norway spruce trees. Tree Physiology, 1998, 18(3):155-166.

[52] Saxe H, Cannell M G R, Johnsen Ø, Ryan M G, Vourlitis G. Tree and forest functioning in response to global warming. New Phytologist, 2001, 149(3):369-399.

[53] Maier C A, Albaugh T J, Lee Allen H, Dougherty P M. Respiratory carbon use and carbon storage in mid-rotation loblolly pine (*Pinus taeda* L.) plantations: the effect of site resources on the stand carbon balance. Global Change Biology, 2004, 10(8):1335-1350.

[54] King A W, Gunderson C A, Post W M, Weston D J, Wullschleger S D. Plant respiration in a warmer world. Science, 2006, 312(5773):536-537.

[55] Atkin O K, Holly C, Ball M C. Acclimation of snow gum (*Eucalyptus pauciflora*) leaf respiration to seasonal and diurnal variations in temperature: the importance of changes in the capacity and temperature sensitivity of respiration. Plant, Cell & Environment, 2000, 23(1): 15-26.

[56] Bryla D R, Bouma T J, Eissenstat D M. Root respiration in citrus acclimates to temperature and slows during drought. Plant, Cell & Environment, 1997, 20(11):1411-1420.

[57] Peng S S, Piao S L, Wang T, Sun J Y, Shen Z H. Temperature sensitivity of soil respiration in different ecosystems in China. Soil Biology and Biochemistry, 2009, 41(5):1008-1014.

[58] Larigauderie A, Körner C. Acclimation of leaf dark respiration to temperature in alpine and lowland plant species. Annals of Botany, 1995, 76(3): 245-252.

[59] Tjoelker M G, Reich P B, Oleksyn J. Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO_2 acclimation of dark respiration in five boreal tree species. Plant, Cell & Environment, 1999, 22(7):767-778.

[60] Lee T D, Reich P B, Bolstad P V. Acclimation of leaf respiration to temperature is rapid and related to specific leaf Area, soluble sugars and leaf nitrogen across three temperate deciduous tree species. Functional Ecology, 2005, 19(4):640-647.

[61] 王文杰, 王慧梅, 祖元刚, 李雪莹, 小池孝良. 林木非同化器官与土壤呼吸的温度系数 Q_{10} 值的特征分析. 植物生态学报, 2005, 29(4): 680-691.

[62] Tjoelker M G, Oleksyn J, Reich P B. Modelling respiration of vegetation: evidence for a general temperature-dependent Q_{10}. Global Change Biology, 2001, 7(2):223-230.